动 物 学 研 究 2004, Dec. 25 (6): 497 - 503 CN 53 - 1040/Q ISSN 0254 - 5853
Zoological Research

用稳定性同位素技术确定高寒草甸生态系统中动物营养级模型

赵 亮，易现峰，周华坤，张晓爱
(中国科学院西北高原生物研究所，青海 西宁 810001)

摘要：根据稳定性同位素技术原理建立了高寒草甸生态系统中动物的营养级模型 (3)、(7) 和 (9) 式。3 个模型分别描述了每种食物资源对动物的贡献大小（PCV）、食物资源（A_i）占取食动物（P）的整个食物的比例（P_{A_iP}）、动物在高寒草甸生态系统中的营养级（TL_c）：

$$PCV_{A_i} = \frac{\cos(\Delta\alpha_{PA_i})}{Z_{PA_i}} \tag{3}$$

$$P_{A_iP} = \frac{PCV_{A_i}}{\sum_{i=1} PCV_{A_i}} \times \% \tag{7}$$

$$TL_c = 1 + (\alpha_c - \alpha_{TL1})/\Delta\alpha_{cd} \tag{9}$$

式中，$\Delta\alpha_{PA_i}$为捕食者 P 与食物 A_i 的取食角，Z_{PA_i}为捕食向量与食物向量之间的欧氏距离，α_c 是消费者的向量角，α_{TL1}是第一营级的向量角，利用系数 $\Delta\alpha_{cd}$是消费者与食物向量角之差（为一常数）。同时，给出了判断高寒草甸两个物种之间捕食或营养关系模型（$Z_{S_1S_2}$）：当 $\cos(\Delta\alpha)/PCV_{\min} \leqslant Z_{S_1S_2} \leqslant \cos(\Delta\alpha)/PCV_{\max}$时存在捕食关系，并为上下级营养关系；当 $Z_{S_1S_2} < \cos(\Delta\alpha)/PCV_{\min}$或 $Z_{S_1S_2} > \cos(\Delta\alpha)/PCV_{\max}$时，不存在捕食关系，前式为同一营养级，后式为相隔一个至几个营养级。模型 (9) 式得到的结果与张晓爱等 (1999) 报道一致。

关键词：高寒草甸生态系统；动物；营养级；稳定性同位素；模型
中图分类号：Q958.12；Q-332 **文献标识码**：A **文章编号**：0254 - 5853(2004)06 - 0497 - 07

Model of Trophic Levels of Animals in Alpine Meadow Ecosystem by Using Stable Isotopes

ZHAO Liang, YI Xian-feng, ZHOU Hua-kun, ZHANG Xiao-ai
(*Northwest Institute of Plateau Biology, the Chinese Academy of Sciences, Xining* 810001, *China*)

Abstract: Based on the theory of the stable isotope technique, this paper determined the relative contributions of different food sources to animal diet (*PCV*, Eqs.3), dietary contributions ratio (P_{A_iP}, Eqs.7) and the trophic level of small rodent (TL_c, Eqs.9) in alpine meadow ecosystem:

$$PCV_{A_i} = \frac{\cos(\Delta\alpha_{PA_i})}{Z_{PA_i}} \tag{3}$$

$$P_{A_iP} = \frac{PCV_{A_i}}{\sum_{i=1} PCV_{A_i}} \times \% \tag{7}$$

$$TL_c = 1 + (\alpha_c - \alpha_{TL1})/\Delta\alpha_{cd} \tag{9}$$

收稿日期：2004 - 06 - 28；接受日期：2004 - 09 - 13
基金项目：国家自然科学基金资助项目 (30400058)

Where: $\Delta\alpha_{PA_i}$ represents the angle between predator vector (P) and food vector (A_i); Z_{PA_i} represents the Euclidean distances between predator and food; α_c is the consumer vector angle; α_{TL1} is the first trophic level vector angle; $\Delta\alpha_{cd}$ is a constant as the isotopic enrichment factor. Simultaneously, the model of preying and trophic relationship between two species was estimated in alpine meadow ecosystem: while $\cos(\Delta\alpha)/PCV_{min} \leqslant Z_{S_1S_2} \leqslant \cos(\Delta\alpha)/PCV_{max}$, preying relationship presents in two species and one species eat the other; while $Z_{S_1S_2} < \cos(\Delta\alpha)/PCV_{min}$ and $Z_{S_1S_2} > \cos(\Delta\alpha)/PCV_{max}$, preying relationship absents, the former Eqs. shows two species in the same trophic level and the latter in more than one trophic level. In addition, the result, which the trophic level of animal is estimated by using Eqs.9 in alpine meadow ecosystem, consistents with Zhang et al (1999).

Key words: Alpine meadow ecosystem; Animal; Trophic level; Stable-isotope; Model

营养关系是生态系统群落内各生物成员之间最重要的联系，是群落赖以生存的基础，也是了解生态系统中能量流动的核心。营养关系指生物有机体以什么作为食物，以什么方式获取营养来维持自己的生长和繁衍。因此，生物有机体吃什么、吃多少，或每种食物在动物食谱中的份额是生态学研究的重要内容。高寒草甸生态系统虽然已研究 20 多年，但对动物在该生态系统中的营养关系及营养级缺乏定量分析模型。这样就难以评价动物在高寒草甸生态系统中的作用和地位。例如：高原鼠兔（*Ochotona curzoniae*）在维持高寒草甸生态系统的结构和功能中起什么作用？要回答这个问题就必须知道高原鼠兔对高寒草甸生态系统的贡献和营养级。本文旨在运用稳定性同位素技术建立高寒草甸生态系统中食物贡献和动物营养级模型。

稳定性同位素技术已广泛运用在确定动物的不同食物资源对动物的相对贡献大小（Hobson, 1999; Yi et al, 2004a, b），并且提出几种不同的计算模型（Ben-David & Schell, 2001; Ben-David et al, 1997a, b; Kline et al, 1993; Szpanski et al, 1999; Whitledge & Rabeni, 1997; Phillips, 2001）。Ben-David & Schell（2001）给出了测定动物食谱中每种食物所占比例的欧氏距离模型（1）式：

$$P_{A_i} = \frac{Z_{PA_i}^{-1}}{\sum_{i=1} Z_{PA_i}^{-1}} \quad (1)$$

式中，P_{A_i}为食物A_i在捕食者食谱中所占的相对贡献比例；为捕食者 P 的同位素与食物A_i的同位素之间的欧氏距离（Ben-David et al, 1997a）。该模型基于稳定性同位素的分析，认为食物与动物之间的欧氏距离越小，此食物对动物的贡献越大。Phillips（2001）给出了测定动物食谱中每个食物所占比例的线性混合模型（2）式。该模型为 3 个标准的数学方程：

$$f_A = \frac{(\delta K_C - \delta K_B)(\delta J_D - \delta J_B) - (\delta J_C - \delta J_B)(\delta K_D - \delta K_B)}{(\delta K_C - \delta K_B)(\delta J_C - \delta J_B) - (\delta J_C - \delta J_B)(\delta K_A - \delta K_B)} \quad (2)$$

$$f_B = \frac{(\delta J_D - \delta J_B) - (\delta J_A - \delta J_C)}{(\delta J_B - \delta J_C)} f_A$$

$$f_C = 1 - f_A - f_B$$

然而在应用过程中，上述两种模型都存在一定的局限性（Ben-David & Schell, 2001; Phillips, 2001）。用欧氏距离模型来测定食物对其取食者的贡献大小时，如果某两个食物的欧氏距离相等，则根据（1）式可知，两个食物的贡献大小相等，这样就无法知道两个食物对取食者的相对重要性或区别。用线性混合模型来测定食物对其取食者的贡献大小时，如果测定某个取食者的 n（$\geqslant 4$）个食物各自所占的比例时，只有在知道 $n-1$ 种同位素值时才能应用；而在自然界中，一个取食者的食谱仅由$\leqslant 3$ 种食物组成的情况很少，如艾虎（*Mustela eversmanni*）和高原鼠兔的食谱都超过 3 种食物。总而言之，两种模型的运用前提是必须知道物种之间存在捕食关系。而本文建立的下述模型不存在这些限制。

1 食物对取食者贡献大小模型

1.1 贡献值

在由碳同位素值 $\delta^{13}C$（或氮同位素值 $\delta^{15}N$）确定的向量平面中，捕食者 P 和食物A_i分别与捕食向量 $\overrightarrow{OP}$ 和食物向量 $\overrightarrow{OA_i}$ 对应，捕食向量和食物向量与 $\delta^{13}C$ 轴的夹角分别称为捕食向量角和食物向量角，两向量角之差 $\Delta\alpha$ 称为取食角（图 1）。$\Delta\alpha$ 值越小，捕食向量与食物向量越靠近，捕食者 P 捕食食物A_i的概率越大。根据此原理定义食物 A_i 对捕食者P 的贡献值（PCV_{A_i}）:

$$PCV_{A_i} = \frac{\cos(\Delta\alpha_{PA_i})}{Z_{PA_i}} \quad (3)$$

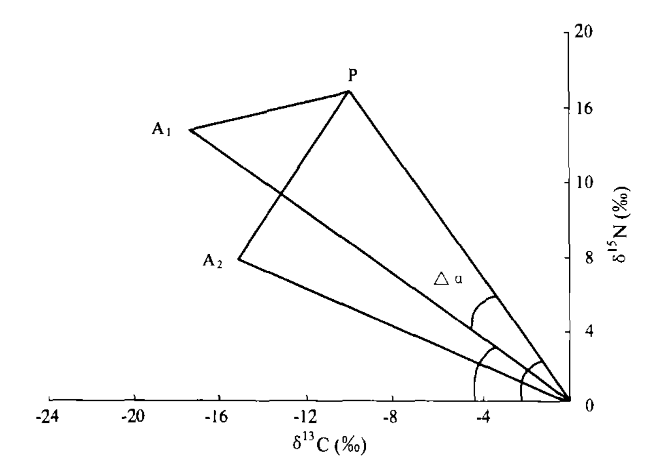


图 1　捕食向量和食物向量
Fig.1　Prey and food vectors

式中，$\Delta\alpha_{PA_i}$为捕食者 P 与食物 A_i 的取食角；Z_{PA_i}为捕食向量与食物向量之间的欧氏距离。

由（3）式可知，食物的贡献值 PCV 依赖于取食角 $\Delta\alpha$ 和欧氏距离 Z。当 $\Delta\alpha$ 一定时，PCV 随 Z 的增大而减小；当 Z 一定时，PCV 随 $\Delta\alpha$ 增大而减小（图 2）。

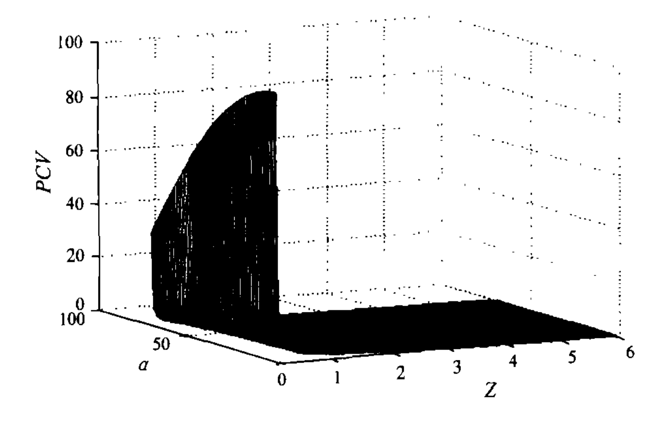


图 2　食物贡献值（PCV）的变化
Fig.2　Varieties of contribute value of food (PCV)

对于捕食者 P 和食物 A_i 来说，cos（$\Delta\alpha_{PA_i}$）和 Z_{PA_i}分别由（4）和（5）式确定：

$$\cos(\Delta\alpha_{PA_i}) = \frac{(\delta^{13}C_P\,\delta^{13}C_{A_i} + \delta^{15}N_P\,\delta^{15}N_{A_i})}{\sqrt{\delta^{13}C_P^2 + \delta^{15}N_P^2}\cdot\sqrt{\delta^{13}C_{A_i}^2 + \delta^{15}N_{A_i}^2}} \quad (4)$$

式中，$\delta^{13}C_P$ 和 $\delta^{15}N_P$ 分别表示捕食者的碳和氮同位素值；$\delta^{13}C_{A_i}$和 $\delta^{15}N_{A_i}$分别表示食物 A_i 的碳和氮同位素值。

$$Z_{PA_i} = \sqrt{(\delta^{13}C_P - \delta^{13}C_{A_i})^2 + (\delta^{15}N_P - \delta^{15}N_{A_i})^2} \quad (5)$$

把（4）和（5）代入（3）得食物 A_i 对捕食者 P 的贡献值 PCV_{A_i}方程：

$$PCV_{A_i} = \frac{\delta^{13}C_P\,\delta^{13}C_{A_i} + \delta^{15}N_P\,\delta^{15}N_{A_i}}{\sqrt{\delta^{13}C_P^2 + \delta^{15}N_P^2}\cdot\sqrt{\delta^{13}C_{A_i}^2 + \delta^{15}N_{A_i}^2}}\cdot \frac{1}{\sqrt{(\delta^{13}C_P - \delta^{13}C_{A_i})^2 + (\delta^{15}N_P - \delta^{15}N_{A_i})^2}} \quad (6)$$

1.2　贡献率

食物 A_i 的贡献率（P_{A_iP}）是食物 A_i 在捕食者 P 中食物中所占的比例。根据稳定性碳和氮同位素的比值在动物的肌肉组织和食物间的富集效应模式，食物 A_i 的贡献率（P_{A_iP}）由（7）式得到：

$$P_{A_iP} = \frac{PCV_{A_i}}{\sum_{i=1} PCV_{A_i}} \times \% \quad (7)$$

根据模型（1）式和（7）式，我们分别计算了艾虎食谱中几种雀形目鸟类的比例（表 1）。该比例依次是：角百灵（*Eremophila alpestris*）> 小云雀（*Alauda gulgula*）> 长嘴百灵（*Melanocorypha maxima*）> 黄嘴朱顶雀（*Acanthis flavirostris*），这一结果的大小恰好与这几种雀形目鸟在海北高寒草甸地区的种群密度顺序（Zhang et al，2000）一致；说明本文模型能够较客观地预测小型啮齿动物每种食物在食谱中的比例。而且由表 1 的数值可知，本文模型与欧氏距离模型（Ben-David & Schell, 2001）的计算结果基本相同；表明新建模型较为可靠。

2　两物种间的营养级关系

对于自然界的两个物种 S_1 和 S_2，可根据（3）式求得食物对捕食者的贡献值；但两物种间存在两种关系：①捕食关系，②非捕食关系；而营养级上也存在两种关系：①上下级关系，②同级关系或隔一个至几个营养级。这样我们对（3）式提出了疑问：如果 S_1 与 S_2 之间不存在捕食关系，二者相互贡献值应为 0，但根据（3）式得到的贡献值大于 0，两个结果相互矛盾。另外，当 S_1 和 S_2 属于同一营养级时，二者碳和氮的稳定同位素值相当接近，即 Z 值非常小，而由（3）式得到的值非常大，但是二者不存在捕食关系。于是我们推断：若 S_1 与 S_2 之间存在捕食关系，二者之间 PCV 值不能太大，也不能太小，即存在一个上界 PCV_{max} 和下界 PCV_{min}。

假定两物种 S_1 和 S_2 间存在捕食关系，那么由上面分析可知，二者的 $Z_{S_1S_2}$ 值存在上界和下界，即分别为 $\cos(\Delta\alpha)/PCV_{min}$ 和 $\cos(\Delta\alpha)/PCV_{max}$。根据上下界值我们得到 S_1 和 S_2 的营养级关系(表2,图3)。

由图3我们更清楚地看到，假定 S_1 是捕食者，如果 S_2 落入C区，那么二者存在捕食关系或上下级营养关系；如果 S_2 落入B区，那么二者是同一营养级；如果 S_2 落入A区，那么二者相隔一个或几个营养级。根据表2，可确定两个未知关系物种的营养关系。

3 食物网营养级确定模型

食物网是通过捕食关系建立起来的网络，物质和能量是通过这个网络流动的，在流动过程中由于消费者取食食物的比例不同，消费者组织中的 $\delta^{13}C$ 和 $\delta^{15}N$ 值也不同（Hobson & Wassenaar，1993）。由于同位素之间质量上的微小差异，从而引起它们在生命过程中的化学性质（如在气相中的传导率、键能强度等）的细小差别，因此物质反应前后同位素组成上就会发生微小的变化。在自然条件下，某一同位素进入植物后沿着"植物—植食性动物—肉食性动物"的食物链传递时，将发生规律性变化：即代谢过程使得较轻的同位素丧失而较重的同位素得以保留，如捕食者体内稳定性同位素比猎物的要高（图4）。在 $\delta^{13}C$ 和 $\delta^{15}N$ 确定的向量平面上，能更清楚地反映这种变化规律，随着营养级的升高，向量角增大（图4）。因此，我们用向量角来刻画这一变化规律。设 α_c 是消费者的向量角，α_d 是食物的向量角，$\Delta\alpha_{cd}$ 是消费者与食物向量角之间的差。根据上面的变化规律，消费者与取食食物将存在（8）式的关系：

$$\alpha_c = \alpha_d + \Delta\alpha_{cd} \quad (8)$$

由于同一机体可能隶属于几个营养级，故为营养级的划分带来很大困难。由上面的分析可知，消费者C取食食物D后，二者的向量角之间存在一个差值（$\Delta\alpha_{cd}$），我们定义该差值为利用系数。大量研究表明（Hobson & Welch，1992；Hobson et al，1997；Rau et al，1992），消费者的 $\delta^{13}C$ 和 $\delta^{15}N$ 比食物的分别高1‰～1.5‰和3‰～4‰，因此，利用系数 $\Delta\alpha_{cd}$ 是一个常数。从而我们得到某一消费者的营养

表1 几种雀形目鸟类在艾虎食谱中的比例

Table 1 Dietary proportions of several species passerine birds in the diet of steppe polecat

种类 Species	$\delta^{13}C$	$\delta^{15}N$	模型（1）式 Model Eq. 1	模型（7）式 Model Eq. 7
长嘴百灵 *Melanocorypha maxima*	−24.38±0.32	6.03±0.13	18.87	18.84
角百灵 *Eremophila alpestris*	−24.17±0.29	7.35±0.37	44.48	44.57
小云雀 *Alauda gulgua*	−23.76±0.32	6.00±0.56	19.02	19.00
黄嘴朱顶雀 *Acanthis citreoda*	−24.6±0.62	5.92±0.83	17.63	17.60

表2 两物种 S_1 和 S_2 之间的营养级关系

Table 2 Trophic relationships between species S_1 and S_2

	捕食关系 Prey relationship	营养级关系 Trophic relationship
$Z_{S_1S_2} < \cos(\Delta\alpha)/PCV_{min}$	不存在 Absent	同一营养级 Same trophic level
$\cos(\Delta\alpha)/PCV_{min} \leq Z_{S_1S_2} \leq \cos(\Delta\alpha)/PCV_{max}$	存在 Present	上下级 Up-down trophic level
$Z_{S_1S_2} > \cos(\Delta\alpha)/PCV_{max}$	不存在 Absent	相隔一个、几个营养级 More than one trophic level

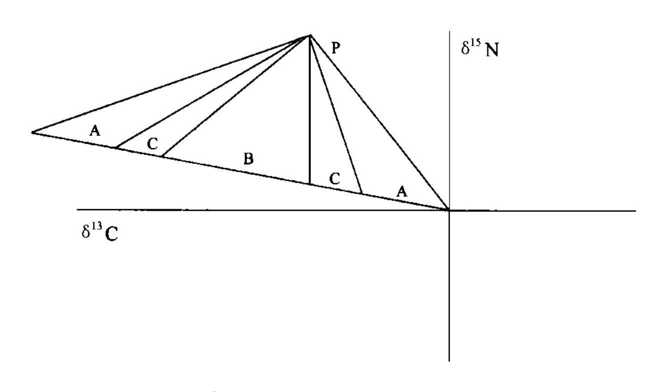


图3 物种间的营养关系划分示意图

Fig.3 Sketch map of compartmentalizing trophic relationships between species

级（TL_c）(9) 式：

$$TL_c = 1 + (\alpha_c - \alpha_{TL1})/\Delta\alpha_{cd} \quad (9)$$

其中，α_c 是消费者的向量角；α_{TL1}是第一营养级的向量角。

我们由模型（9）式计算出艾虎和高原鼠兔的营养级（表3），该结果与 Zhang et al (1999) 分析的结果基本一致。

4 讨 论

本文模型与欧氏距离模型预测结果一致，但是二者在模型的设计上有明显区别。后者只考虑了动物与其食物之间的欧氏距离；而本文模型除了该距离外，还考虑到食物对动物的贡献值随二者之间欧氏距离和夹角的变化显著变化的因素，故增加了二者的夹角（图2）。因此，本文模型更加客观地反映了食物与动物之间的关系，并通过实例予以证实（表1）。另外，本文模型的贡献还在于，当只知道给定物种的稳定性同位素值的前提下，即可确定二者的捕食关系和营养级，简化了欧式距离模型的条件，增加了模型应用的广泛性。

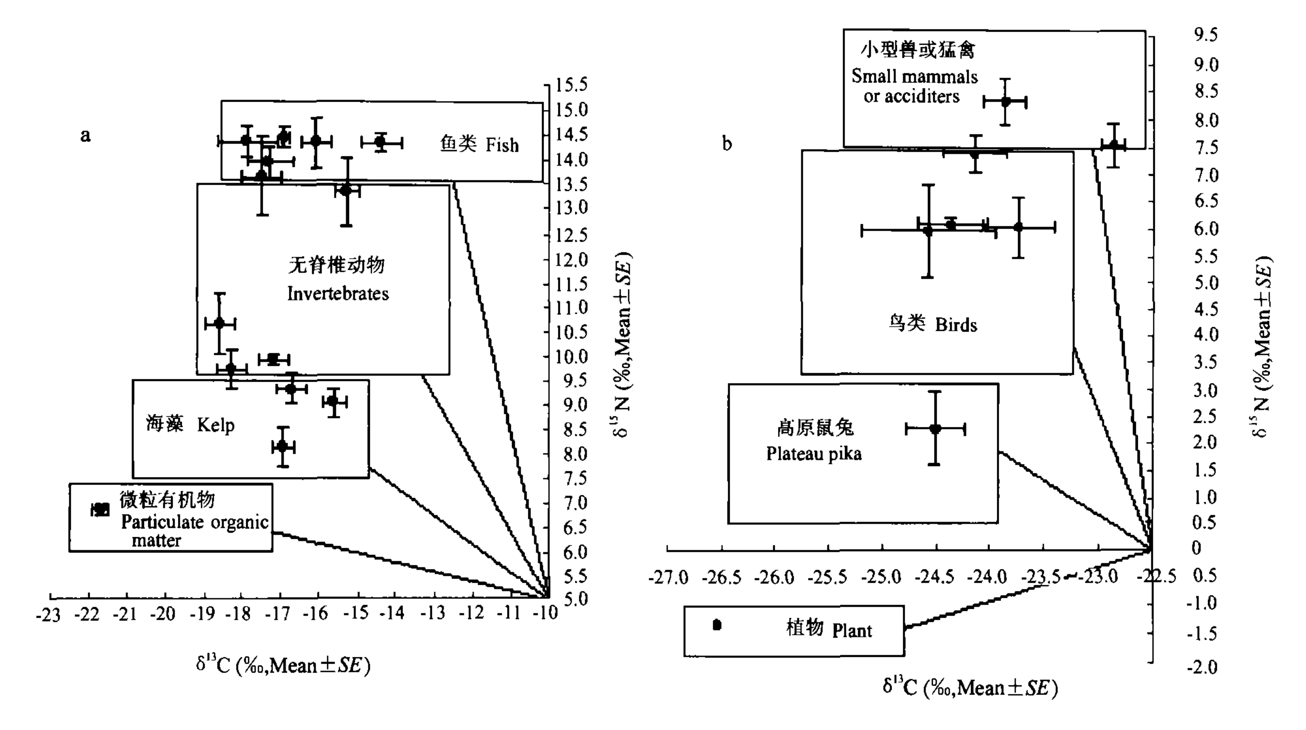


图4 海洋生态系统（a）和高寒草甸生态系统（b）的稳定性同位素碳（$\delta^{13}C$）和氮（$\delta^{15}N$）

Fig.4 Stable carbon ($\delta^{13}C$) and nitrogen ($\delta^{15}N$) isotope concentrations in the marine ecosystems (a) and the alpine meadow ecosystems (b)

表3 高寒草甸生态系统7种动物的营养级

Table 3 The trophic levels of seven animals in alpine meadow ecosystem

种类 Species	$\delta^{13}C$	$\delta^{15}N$	营养级 Tropic level[1]	营养级 Tropic level[2]
艾虎 *Mustela eversmanni*	−23.89±0.19	8.29±0.41	3.70	4
大鵟 *Buteo hemilasius*	−22.90±0.10	7.53±0.40	3.60	4
角百灵 *Eremophila alpestris*	−24.17±0.29	7.35±0.37	3.43	3
小云雀 *Alauda gulgula*	−23.76±0.32	6.00±0.56	3.10	3
长嘴百灵 *Melanocorypha maxima*	−24.38±0.32	6.03±0.13	3.06	3
黄嘴朱顶雀 *Acanthis flavirostris*	−24.88±0.99	5.29±0.83	3.01	2
高原鼠兔 *Ochotona curzoniae*	−24.51±0.26	2.24±0.69	2.00	2

[1]营养级基于（9）式，利用系数 $\Delta\alpha_{cd}=5.93°$ (Trophic level is based on Eqs.9 using a trophic enrichment values of 5.93°)。
[2]引自张晓爱等（1999）[From Zhang et al (1999)]。

高寒草甸生态系统中生物成员之间的最重要联系是营养关系，营养关系是由生物体之间的捕食关系建立起来的，要了解生态系统内各种取食与被取食的关系，并非易事，并且想知道食物对取食者贡献的大小也是非常困难的。目前研究营养关系主要采用的方法有：①直接观察法；②人为供饵法；③田间采集法；④肠胃解剖法；⑤捕食痕迹观察法；⑥血清学方法；⑦放射性同位素或非放性同位素稀有元素示踪分析法。这些方法在应用过程中，都有一定的局限性，如，①法需要观察者有极大的耐心和毅力；②法带有某种强迫取食的性质，因此观察取食后动物能否正常生长发育以及产生后代需要给予考虑；⑥法和⑦法更受多种因素和条件限制，并由于有些放射性同位素是否允许在野外使用还是一个问题，因此⑦法的应用还受到法律的制约。本文给出了判断两物种间营养关系、食物对取食者的相对贡献大小，以及取食者食谱中每种食物占整个取食食物的比例 3 个模型。这些模型在使用上简单，容易普及；而且最重要的一点是需求样本数少（因为只要知道取食者和食物的稳定性同位素碳和氮值，就可以由模型得到食物对取食者的贡献大小）；因此本文模型为食物网能量或物质流向的确定、高寒草甸生态系统营养结构的建立，提供了一种简捷可行的手段。

生态系统是由许多元素和亚系统组成的一个高度复杂的系统，它的一个显著特征是各成分之高度相关性，正如一些生态学家指出的那样“在生态系统中，每一件事都与其他任何一件事相关”，并且在不同水平的组织等级上表现出“突现特征”。解决这些关系和突现特征，必须要认清组成生态系统的元素和亚系统之间是如何联系和相互作用的？哪种关系能使它们以一种稳定的结构长时间存在？干扰如何影响生态系统网络的结构和动态过程？要回答这些问题只有在不同营养级的基础上进行研究，因此如何划分营养级是首先要解决的问题。Lindeman 应用 Hutchinson 的营养级之间能量转换的渐进效率概念作为生态系统间比较功能的指数，研究食物网营养级关系（Zhang，1995）。Patten 和 Higashit 等通过两种方法对 Lindenman-Hutchinson 的营养动态范例手段表示的营养关系进行了描述（Zhang，1995）：一，用一般的网络渐进效率概念描述一个自然生态系统内种间的营养关系（能量－利用关系）；二，导出任一种沿营养级轴组织食物网的变换形式。这两种手段只在理论上给出了营养级的动态变化和食物链长度，而要用于实践是非常困难的。在自然条件下，某一同位素进入植物然后沿着“植物—植食性动物—肉食性动物”的食物链传递时，生命体的营养级越高稳定性同位素碳和氮的相对比例值越大，因为生命体的代谢过程使得较轻同位素丧失而较重同位素得以保留。本文根据稳定性同位素技术这一原理给出划分食物网营养级模型（9）式。根据（9）式我们就可以知道动物在它所在的食物网中处于第几营养级，例如，艾虎和高原鼠兔在海北高原草甸生态系统中分别处于 3.7 和 2 营养级。

Hobson & Welch（1992）根据稳定性同位素氮随着营养级的增加而变大的规律，给出预测食物网营养级模型，该模型是建立在稳定性同位素氮这一元素之上的。而本文给出的模型（9）式，是建立在碳氮两种稳定性同位素之上的。因为我们在对高寒草甸生态系统的研究中发现，稳定性同位素碳同氮一样，也会随着营养级的升高而增大（图 4）。

参考文献：

Ben-David M, Schell DM. 2001. Mixing models in analyses of using multiple stable isotopes: A response [J]. *Oecologia*, **127**: 180-184.

Ben-David M, Flynn RW, Schell DM. 1997a. Annual and seasonal changes in diets of martens: Evidence from stable isotope analysis [J]. *Oecologia*, **111**: 280-291.

Ben-David M, Hanley TA, Klein DR, Schell DM. 1997b. Seasonal changes in diets of coastal and riverine mink: The role of spawning Pacific [J]. *Can. J. Zool.*, **75**: 803-811.

Hobson KA. 1999. Tracing origins and migration of wildlife using stable isotopes: A review [J]. *Oecologia*, **120**: 314-326.

Hobson KA, Welch HE. 1992. Determination of trophic relationships within a high arctic marine food web using $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ analysis [J]. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **84**: 9-18.

Hobson KA, Wassenaar LI. 1993. Turnover of $\delta^{13}C$ in cellular and plasma fractions of blood: Implications for nondestructive sampling in avian dietary studies [J]. *Auk*, **110**: 638-641.

Hobson KA, Sease JL, Piatt JF. 1997. Inverstigating trophic relationships of pinnipeds in Alaska and Washington using stable isotope ratios of nitrogen and carbon [J]. *Marine Mammal Science*, **13**: 114-132.

Kline TC, Goering JJ, Mathisen OA, Poe PH, Parker PL, Scalan RS. 1993. Recycling of elements transported upstream by runs of Pacific salmon: Ⅱ. ^{15}N and ^{13}C evidence in the Kvichak River, Bristol Bay, Southwestern Alaska [J]. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **50**: 2350-2365.

Phillips DL. 2001. Mixing models in analyses of diet using multiple stable isotopes: A critique [J]. *Oecologia*, **127**: 166-170.

Rau GH, Ainley DG, Bengtson JL, Torres JJ, Hopkins TL. 1992. $^{15}N/^{14}N$ and $^{13}C/^{12}C$ in Weddell sea birds, seals, and fish: Implication for diet and trophic structure [J]. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **84**: 1-8.

Szpanski MM, Ben-David M, Van Ballenberghe V. 1999. Assessment of salmon resources in the diet of the Alexander Archipelago wolf using stable isotope analysis [J]. *Oecologia*, **120**: 327-335.

Whitledge GW, Rabeni CF. 1997. Energy sources and ecological role of crayfishes in an Ozark Stream: Insights from stable isotopes and gut analysis [J]. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **54**: 2555-2563.

Yi XF, Zhang XA, Li LX, Li MC, Zhao L. 2004a. Analysis of food web structure in alpine meadow ecosystem: Evidence from stable carbon isotope signatures [J]. *Zool. Res.*, **25** (1): 1-6. [易现峰，张晓爱，李来兴，李明财，赵　亮. 2004. 高寒草甸生态系统食物链结构分析——来自稳定性碳同位素的证据. 动物学研究，**25** (1): 1-6.]

Yi XF, Zhang XA, Li LX, Zhao L, Li MC. 2004b. Influence of artificial food on stable carbon and nitrogen isotope composition of plateau pikas [J]. *Zool. Res.*, **25** (3): 232-235. [易现峰，张晓爱，李来兴，赵　亮，李明财. 2004b. 人工食物对高原鼠兔稳定性碳和氮同位素组成的影响. 动物学研究，**25** (3): 232-235.]

Zhang XA. 1995. Network perspective methods for studying trophic dynamics in ecosystem [J]. *Chinese Journal of Ecology*, **14** (6): 48-53. [张晓爱. 1995. 生态系统营养动态的网络透视法. 生态学杂志，**14** (6): 48-53.]

Zhang XA, Zhao L, Liu ZH. 1999. A primary analysis of structure in alpine meadow ecosystem [J]. *Acta Biologica Plateau Sinica*, **14**: 150-156. [张晓爱，赵　亮，刘泽华. 1999. 高寒草甸生态系统结构的初步分析. 高原生物学集刊，**14**: 150-156.]

Zhang XA, Zhao L, Liu ZH. 2000. Breeding productivity of passerine birds in alpine meadow in northern Qinghai [J]. *Acta Zool. Sin.*, **46** (3): 265-270. [张晓爱，赵　亮，刘泽华. 2000. 青海海北高寒草甸地区雀形目鸟类的繁殖生产力. 动物学报，**46** (3): 265-270.]